

Bittium reticulatum s.l. en comunidades fósiles y actuales. 2: estudio del crecimiento (alometría e isometría)

Bittium reticulatum s.l. in fossil and recent communities. 2 : Growth study (allometry and isometry)

Isabel LLOP*, Jordi MARTINELL*, Miguel DE RENZI†

RESUMEN

Los análisis referidos al coeficiente **a** de la ecuación de alometría ($y=ax^b$) muestran una diferenciación entre distintas morfologías (A, B, C). Dicha diferenciación parece más marcada en las formas pliocenas que en las actuales.

Respecto al exponente **b** de dicha ecuación se observa una unificación entre las tres morfologías, aunque las formas C son siempre más alométricas negativas que las A. Las B, cuando existen (formas actuales), pueden adoptar o bien unos valores que pueden incluirse en los de C y A, aunque parecen identificarse más con los C, o bien presentan unos valores más próximos a la isometría que este último.

SUMMARY

The analyses referred to the **a** coefficient of the allometry equation ($y=ax^b$) show a differentiation between distinct morphologies (A, B, C). Such differentiation seems to be clearer in the pliocenic forms than in the recent ones.

Concerning to the **b** exponent of this equation, an unification between the three morphologies is observed, although the C forms are always more allometrical negatives than the A ones. The B forms, when present (recent forms), can adopt either values comprised in those A and C (but more identifiable with the C ones) or values nearer to the isometry of the C forms.

PALABRAS CLAVE: *Bittium reticulatum*, Cerithiidae, Gastropoda, Plioceno, Actual, Alometría.

KEY WORDS: *Bittium reticulatum*, Cerithiidae, Gastropoda, Pliocene, Recent, Allometry.

INTRODUCCION

Un estudio del crecimiento basado en el concepto de alometría ha sido aplicado a *Bittium reticulatum* (Mesogastropoda, Fam. Cerithiidae).

El crecimiento está controlado genética y ambientalmente. La distinción entre los caracteres moldeables por el ambiente de los controlados genéticamente puede ser de gran interés para la distinción de especies (DE RENZI Y MARTINELL, 1979).

Bittium reticulatum s.l. (Mioceno-Actual) es

una forma muy frecuente tanto en los yacimientos pliocenos como en las costas actuales. Actualmente presenta una amplia distribución geográfica y batimétrica. Ha sido citado en las bioprovincias Céltica-boreal y Lusitánica a unas profundidades desde 0-1 m hasta 330 m, aunque es considerada una especie con preferencia por las aguas superficiales, con una profundidad óptima de 7-8 m (varios autores en LLOP, 1988). Es una especie euriterma y eurihalina que podemos encontrar

* Depto. Geología dinámica, Geofísica y Paleontología. Fac. Geología. Universidad de Barcelona. 08071 Barcelona.

† Depto. Geología. Fac. Biología. Universidad de Valencia. Dr. Moliner, 50. 46100 Burjasot. Valencia.

representada en diversos ambientes.

B. reticulatum s.l. presenta una elevada variabilidad intraespecífica (DE RENZI, 1967) que ha generado problemas taxonómicos.

El material en el que se ha basado esta investigación está constituido por dos muestras pliocenas [Can Albareda (Baix Llobregat) y Millas (Roussillon, Francia)] y dos actuales de ambientes claramente diferenciados (Sta. Pola y Mar Menor).

Se diferenciaron en *B. reticulatum* s.l. tres morfos distintos: A, B y C (Fig. 1). Este término se utilizó para designar a individuos que forman parte de un conjunto caracterizado morfológicamente, sin precisar categorías taxonómicas. No se habla de morfotipos, más comunes en la literatura paleontológica, ya que dicho término tiene a menudo connotaciones ambientales.

Se seleccionó el tipo de periferia como base para la separación y clasificación, ya que es el carácter que globalmente crea mayores diferencias entre las distintas formas y ha sido también considerado en ocasiones criterio de diferenciación.

Se ha denominado morfo A a las formas con periferia rectilínea y morfo C a las que la presen-

tan convexa. Los ejemplares actuales, debido a la gran gradación entre estos dos caracteres extremos, obligaron a la denominación de un tercer morfo B que se situaba entre los dos extremos, y en el que se incluyeron formas intermedias con una casi imposible atribución al morfo A o bien al C (LLOP, 1988).

Las muestras actuales observadas presentan morfos A, B y C en Santa Pola y B y C en el Mar Menor, mientras que en los yacimientos pliocenos estudiados únicamente existen formas extremas A y C.

El presente trabajo pretende ver si mediante esta técnica pueden o no encontrarse diferencias con posible valor taxonómico entre los distintos morfos.

MUESTRAS

Los yacimientos pliocenos muestreados forman parte de dos de las principales cuencas marinas de dicha edad situadas en el NO mediterráneo, la cuenca del Baix Llobregat (Barcelona) y la del Roussillon (Francia) correspondiendo a los yacimientos de Can Albareda y Millas, respectiva-

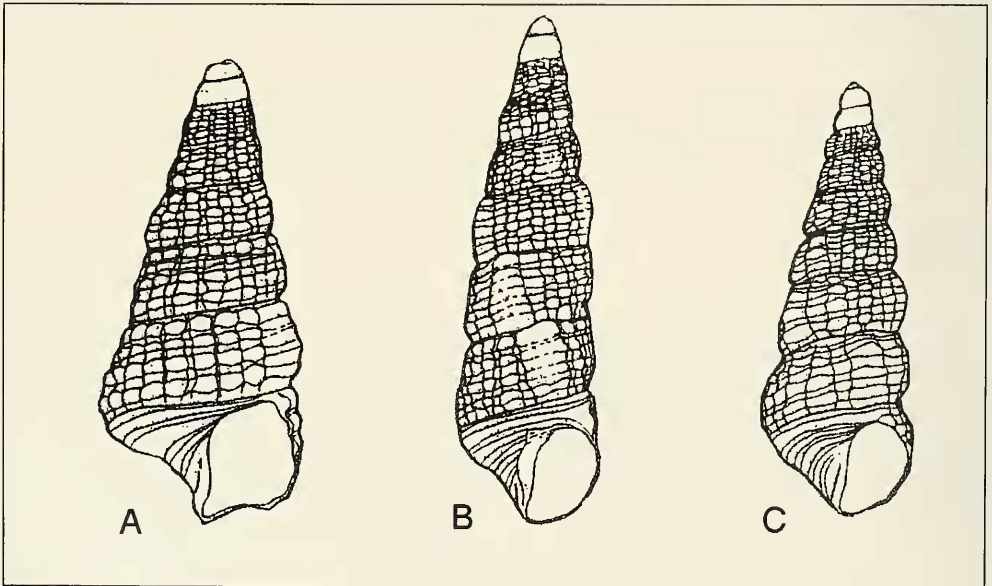


Fig. 1 - *Bittium reticulatum* s.l. Morfos A, B y C.

mente.

Las muestras actuales se tomaron en un ambiente con condiciones marinas normales (Sta. Pola), y en un medio restringido hipersalino y con temperaturas más elevadas (Mar Menor), ambos en el Sur-Levante peninsular (Mediterráneo occidental).

Una situación esquemática de las localidades pliocenas y actuales estudiadas puede observarse en la Figura 2.

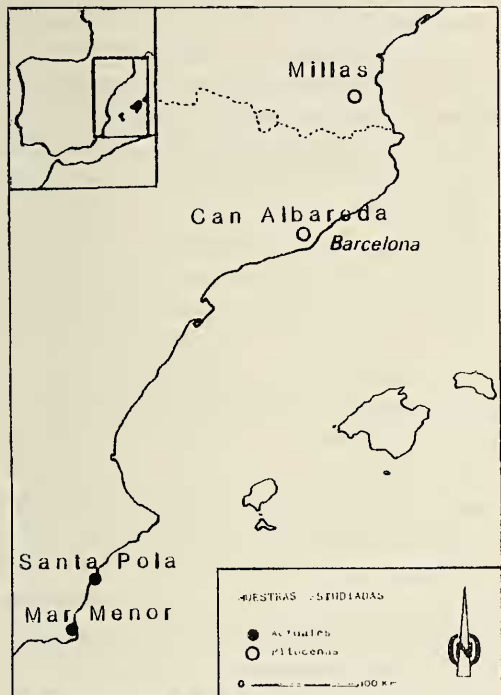


Fig. 2 - Situación geográfica de las muestras estudiadas.

Las formas de Sta. Pola proceden de una comunidad residual transportada típica de praderas de *Posidonia* y las del Mar Menor de una comunidad residual ligeramente reabajada.

En Millas los organismos provendrían de un medio litoral y poco profundo (MARTINELL Y DOMENECH, 1984) y en Can Albareda la muestra se situa en un nivel con restos transportados por una corriente u oleaje y acumulados en la zona litoral, procedentes de la comunidad de una antigua pradera de *Posidonia*.

Los individuos estudiados se han tomado siguiendo una técnica de muestreo múltiple. Las muestras base proceden de muestreos aleatorios simples; en ellas se separó *B. reticulatum* s.l. del resto de individuos y, cuando el número de individuos de dicha especie era excesivamente elevado, se realizó un submuestreo de las mismas para proporcionar un tamaño muestral más adecuado.

Los efectivos de la muestra constan de 946 y 226 individuos en Sta. Pola y Mar Menor en las formas actuales y de 398 y 375 en Can Albareda y Millas, respectivamente. De estos efectivos, y mediante un muestreo estratificado, se han obtenido los ejemplares estudiados. El número de los mismos es de 39 y 19 para las muestras pliocenas (Can Albareda y Millas, respectivamente) y de 35 y 42 en las localidades actuales de Sta. Pola y Mar Menor, respectivamente.

METODO DE TRABAJO

El crecimiento puede ser alométrico o isométrico, según que la forma varíe o no durante el crecimiento; tal variación suele traducirse para dos magnitudes (X e Y).

Las magnitudes implicadas en este estudio son h y l (Fig. 3), siendo h la longitud máxima y l la máxima anchura de la vuelta tomada perpendicularmente a la medida de h , calculadas como indica el esquema, para cada vuelta del individuo. Las mediciones se han realizado con un binocular Olympus (260272) a 10x4 aumentos y con oculares Nikon 10x. La transformación de las unidades del binocular a mm se ha efectuado mediante un micrómetro E. Leitz G.m.b.H. Wetzlar.

La representación matemática que refleja los dos tipos de crecimiento es la ecuación de alometría:

$$Y = aX^b$$

siendo X e Y las magnitudes y a , b dos constantes.

Como ninguna de las dos medidas (h , l) puede ser designada como variable independiente, lo que haría que ocupase el lugar de X , se ha considerado arbitrariamente h como la variable X ,

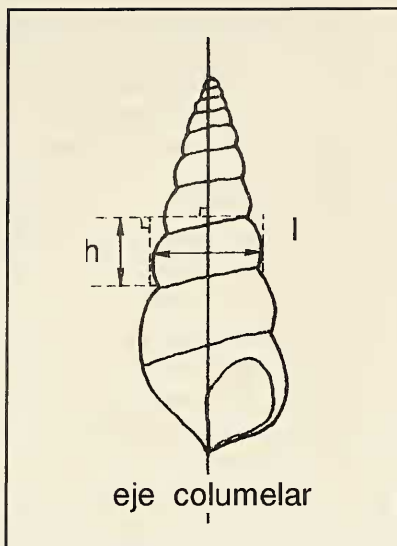


Fig.3- Medición de los parámetros h (altura máxima de la vuelta) y l (anchura máxima, tomada perpendicularmente al eje columelar)

siendo entonces l la variable Y .

Si $b=1$, el crecimiento es proporcional o isométrico, es decir, la relación Y/X es constante durante el crecimiento. En caso contrario, el crecimiento es alométrico. Los cálculos y test de hipótesis aplicados en este estudio están ampliamente tratados en LLOP (1988).

Se clasificaron los individuos de las muestras en estadios de crecimiento. Dichos estadios se han contado a partir de la discontinuidad que separa la protoconcha de la teleoconcha, siendo el concepto de estadio igual al de número de vueltas que presenta el individuo a partir del inicio de la teleoconcha.

El estudio del crecimiento en individuos con un mismo estadio permitirá un estudio comparativo más significativo que en caso de compararse estadios diferentes en distintas poblaciones, ya que la alometría negativa ($b<1$) aumenta con el tamaño (GOULD, 1966a y b). Este tratamiento no ha sido posible por la diferencia en número de ejemplares por estadio en las distintas poblaciones estudiadas. Debido a ello, se han analizado estadios adultos iguales dentro de cada localidad, lo que permite una buena comparación del comportamiento de los distintos morfos dentro de las

mismas, cuando ello ha sido posible, y se han tratado estadios lo más similares posibles entre las diferentes muestras estudiadas de diferentes procedencias. En Sta. Pola se estudiaron 35 individuos pertenecientes al estadio de crecimiento 6, en número de 12 para los morfos A y B, y 11 para el morfo C; 42 en el Mar Menor con un estadio 8 (12 y 30 correspondientes a los morfos B y C respectivamente). En el caso de formas fósiles la mayor fragilidad de las conchas debida a la diagénesis llevó en el caso extremo de Millas a tomar individuos de distintos estadios de crecimiento, 11 y 8 pertenecientes a los morfos A y C respectivamente y en ambos casos con individuos pertenecientes a los estadios 3, 4, 5 y 6. En Can Albareda se analizaron 39 individuos, 18 del morfo A y 21 del C pertenecientes al estadio de crecimiento 5.

Para discernir más claramente si existen o no diferencias en los coeficientes de la ecuación entre los distintos morfos de una población, primero se representaron los márgenes de confianza de los valores desconocidos de a y b de los diferentes morfos, con el valor medio (sombreado) de los mismos.

Otro criterio de diferenciación ya anteriormente utilizado por GOULD también en una población de gasterópodos (1966a), es el que se basa en la comparación de los valores del exponente b de la ecuación muestral (estimado) representándolo en histogramas. En este caso se han representado en abscisas los parámetros a estudiar (b y a) y en ordenadas la frecuencia relativa.

Para profundizar más en el comportamiento de los tres morfos respecto al coeficiente a y su posible diferenciación se han realizado análisis de la varianza (ANOVA), trabajando con los logaritmos neperianos del coeficiente a de la recta de regresión de las variables logarítmicas (LLOP, 1988).

RESULTADOS

1. Sta. Pola (Actual)

Los valores medios de los tres morfos cumplen la condición de isometría, es decir, se acepta la hipótesis $b=1$ ya que el valor real desconocido de

b está dentro de un intervalo de confianza que incluye dicha hipótesis. Para A, B y C los márgenes de confianza son $0.87 \leq \mathbf{b} \leq 1.08$; $0.88 \leq \mathbf{b} \leq 1.04$ y $0.86 \leq \mathbf{b} \leq 1.06$, respectivamente. La aceptación de la hipótesis de isometría implica que la relación entre la altura (**h**) y la anchura (**l**) de cada vuelta no varía durante el crecimiento al menos hasta el estadio de crecimiento 6 en los tres morfos estudiados, es decir, se mantiene un coeficiente $\mathbf{a}=\mathbf{l}/\mathbf{h}$ que provoca una constancia en las dimensiones de la forma general espiralada, aproximando la forma de la concha al modelo de espiral logarítmica.

Esto no es frecuente en la naturaleza, pero hay que considerar que aunque se acepte la condición de isometría para los valores reales desconocidos de **b**, esto está siempre dentro de unos márgenes de confianza. Y si se observan los valores estimados de **b** (**b** muestral), puede notarse que dicho coeficiente en general muestra una cierta alometría negativa.

La representación de los intervalos de confianza del coeficiente **a** (Fig. 4a) indica que aunque distinción, no hay una separación clara entre los morfos. Los valores medios se solapan ligeramente entre A y C y los del morfo B están incluidos dentro del intervalo de confianza medio de los valores del morfo C. Para A, B y C los márgenes de confianza son $0.52 \leq \mathbf{a} \leq 0.68$; $0.41 \leq \mathbf{a} \leq 0.51$ y $0.41 \leq \mathbf{a} \leq 0.54$, respectivamente.

Por su parte los intervalos del exponente **b** (Fig. 4b) son casi coincidentes, ocupando el morfo B valores incluidos entre A y C.

Los valores medios del exponente **b** y del coeficiente **a** de la ecuación muestral son los siguientes:

	b	a
MORFO A	0,97	1,83
MORFO B	0,96	1,58
MORFO C	0,96	1,60

Respecto a **b**, los morfos B y C presentan un mismo valor, el cual es ligeramente inferior al del morfo A, más próximo a una isometría perfecta. El coeficiente **a** indica una mayor proximidad entre los morfos B y C que se separan bastante del valor del morfo A.

En los histogramas (Fig. 5b) puede verse que los tres morfos podrían constituir un grupo unita-

rio respecto a este parámetro (**b**), ya que las tres formas se solapan y constituyen una distribución unimodal.

Bajo un mismo criterio se han realizado los histogramas de la Figura 5a referidos a los coeficientes **a** muestrales. El histograma, que incluye los valores reunidos de los tres morfos, se muestra bimodal, mientras que los individuales para cada morfo son unimodales en A y C; esto hace pensar en la posible diferenciación entre dos formas.

Las uniones de los datos de A+B, B+C y A+C nos indican también distribuciones bimodales, siendo la menos diferenciada B+C.

Se observa una fuerte correlación lineal entre los dos logaritmos de las variables (**h,l**), con un valor medio igual a la correlación perfecta 1.

La varianza no explicada o error en los valores de los coeficientes **a** y **b** es muy bajo, del orden de 10^{-3} a 10^{-4} .

2. Mar Menor (Actual)

El análisis de los datos medios para cada morfo indica que en las formas B se cumple la condición de isometría, hipótesis $\mathbf{b}=1$, para el valor de **b** esperado desconocido, mientras que las formas C no la cumplen, presentando una alometría media negativa ($\mathbf{b}<1$). Los intervalos de confianza presentan los siguientes valores de **b** y **a**: $0.92 \leq \mathbf{b} \leq 1.04$; $0.92 \leq \mathbf{b} \leq 1$ y $0.51 \leq \mathbf{a} \leq 0.60$; $0.49 \leq \mathbf{a} \leq 0.56$ para B y C, respectivamente.

Las Figuras 6a y 6b muestran los intervalos de confianza de los valores esperados de los coeficientes **a** y **b** respectivamente para los dos morfos (B, C).

Respecto al coeficiente **a** no se observan grandes diferencias entre ambas formas, los valores medios presentan una ligera distinción, aunque no separación, entre los dos morfos.

Los valores medios de los márgenes de confianza de **b** no pueden separarse entre los dos morfos, ya que los C están incluidos en B; sin embargo hay que remarcar que en el morfo B alcanza unos valores más elevados.

Los valores medios estimados de los coeficientes **a** y **b** de la ecuación de alometría muestran valores muy próximos :

	b	a
MORFO B	0.98	1.74
MORFO C	0.96	1.69

En las Figuras 7a y 7b están representados los his togramas correspondientes a los valores muestrales de dichos coeficientes. Tanto respecto al coeficiente **a** como al **b**, al superponer los datos de B más C el histograma se presenta unimodal, corroborando también la difícil o imposible distinción de ambos morfos respecto a estos coeficientes.

La correlación lineal entre los dos logaritmos de las variables (**h**, **l**) es igual a 1. La varianza no explicada o error es bajo, del orden de 10^{-3} a 10^{-4} .

3. Can Albareda (Plioceno)

El valor medio de las formas A cumple la hipótesis de isometría (**b=1**) para el valor esperado de **b** (márgenes de confianza : $0.85 \leq b \leq 1.15$); contrariamente en el morfos C esta hipótesis no es aceptada indicándose entonces un crecimiento alométrico negativo. Hay que remarcar que dicha alometría es muy leve, pues el valor esperado de **b** se sitúa en el intervalo de confianza $0.92 \leq b \leq 0.99$.

En las Figuras 8a, 8b se han representado los intervalos de confianza de los valores esperados **a** y **b**, respectivamente. Los valores esperados de **a** se sitúan entre $0.48 \leq a \leq 0.85$ y $0.41 \leq a \leq 0.48$ para A y C, respectivamente.

Respecto al coeficiente **a** se observa una distinción e incluso separación del valor medio para ambos morfos. El exponente **b** por su parte se presenta difícilmente diferenciable, ya que las formas C están incluidas dentro de los márgenes de las A, sin embargo el valor medio como ya se ha visto es alométrico negativo en C.

Los valores medios de los coeficientes **a** y **b** muestrales (estimados) de la ecuación de alometría son:

	b	a
MORFO A	1.00	1.94
MORFO C	0.96	1.56

Estos adoptan unos valores relativamente separados entre ambos morfos, sobre todo los datos pertenecientes al coeficiente **a**. El coeficiente

b es más elevado y a su vez isométrico en las formas A.

Los histogramas de la Figura 9a representan las frecuencias de los valores del coeficiente **a** estimado. La gráfica que representa la unión de los dos morfos (A+C) es claramente bimodal, y los histogramas correspondientes a los mismos por separado son unimodales. Esto indica que existe una diferencia marcada entre las dos formas respecto a **a**.

La Figura 9b representa en forma de histogramas la frecuencia del exponente **b** estimado para cada morfo. Reuniendo las dos formas (A+C) el histograma se presenta unimodal, no pudiéndose entonces hacer una distinción clara entre ambos morfos respecto al comportamiento de este parámetro.

En suma, puede sintetizarse que las formas A y C quedan separadas respecto a los valores del coeficiente **a**, mientras que el exponente **b** de las ecuaciones de alometría disminuye de A hacia C, dando a menudo un resultado del **b** esperado característico de crecimiento alométrico negativo (**b<1**) en estas última formas.

La correlación lineal entre las dos variables (**h**, **l**) toma un valor medio de 1.00, lo que indica dependencia entre ambas variables.

La varianza no explicada o error es en general muy baja, del orden de 10^{-3} .

4. Millas (Plioceno)

Los valores medios de las formas A cumplen la condición de isometría (**b=1**) para la esperanza de **b** (márgenes de confianza : $0.81 \leq b \leq 1.04$), sin embargo el morfo C presenta un crecimiento alométrico negativo (márgenes de confianza de $0.68 \leq b \leq 0.97$).

En las Figuras 10a y 10b están representados los intervalos de confianza de los coeficientes **a** y **b** esperados para los dos morfos (A y C).

Existe una distinción en los valores medios de **a**, siendo de un valor superior para el morfos A, y aunque no hay una verdadera separación, sí se observan diferenciados. Los intervalos de confianza medios de **a** para A y C son : $0.37 \leq a \leq 0.65$ y $0.13 \leq a \leq 0.45$, respectivamente. El exponente **b** por su parte muestra algo similar en sus valores medios, aunque hay que remarcar que el valor

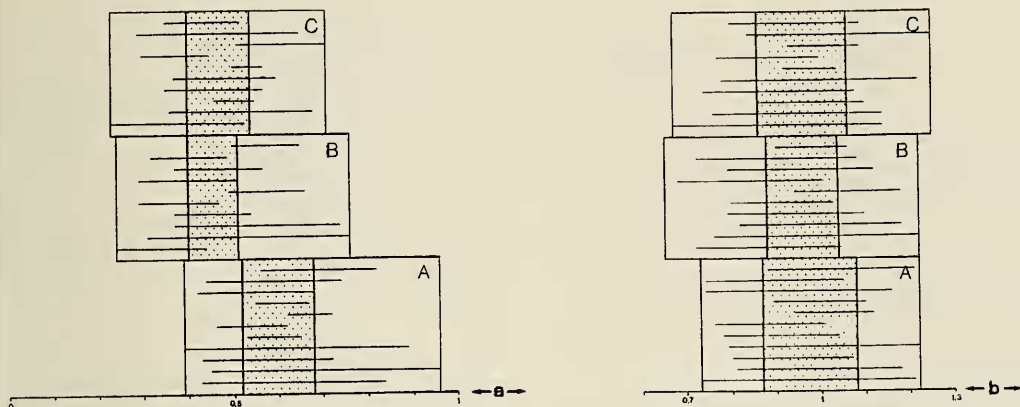


Fig. 4 - Santa Pola (Actual). a) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente *a* estimado para los tres morfos (A, B, C). b) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente *b* estimado para los tres morfos (A, B, C).

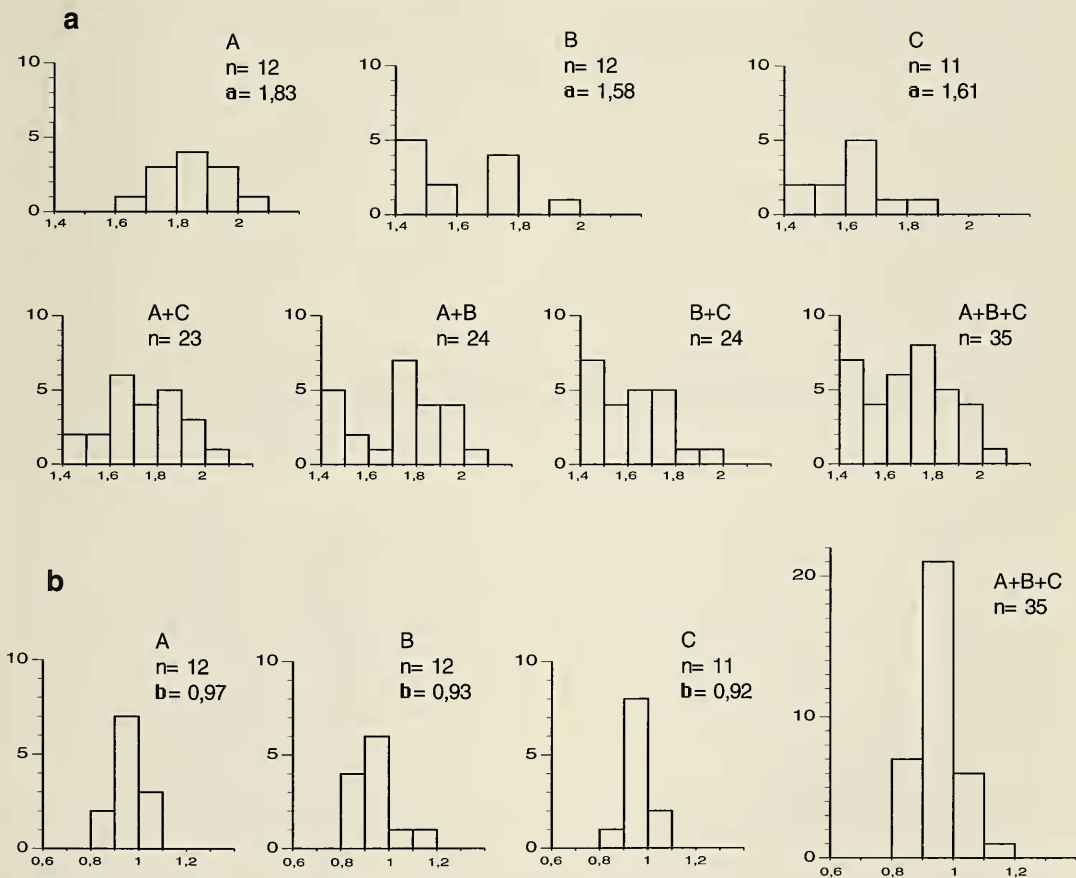


Fig. 5 - Santa Pola (Actual). a) distribución de frecuencias del coeficiente *a* muestral para los tres morfos (A, B, C). b) distribución de frecuencias del coeficiente *b* muestral para los tres morfos (A, B, C).

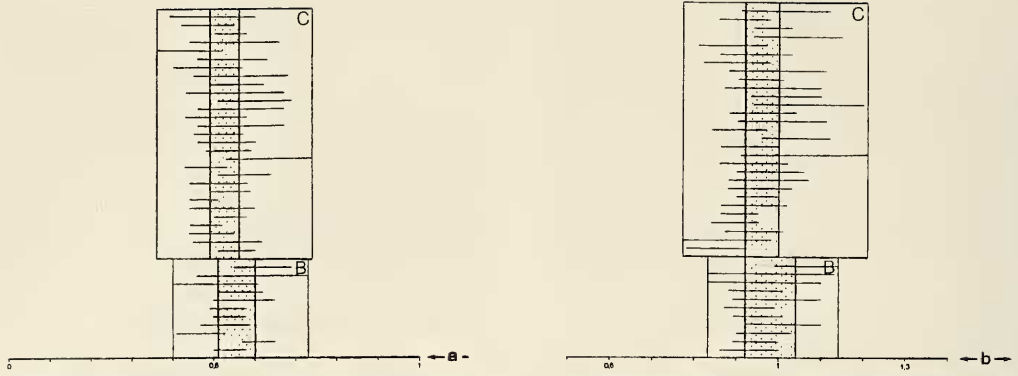


Fig. 6 - Mar Menor (Actual). a) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente **a** estimado para los morfos B y C. b) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente **b** estimado para los morfos B y C.

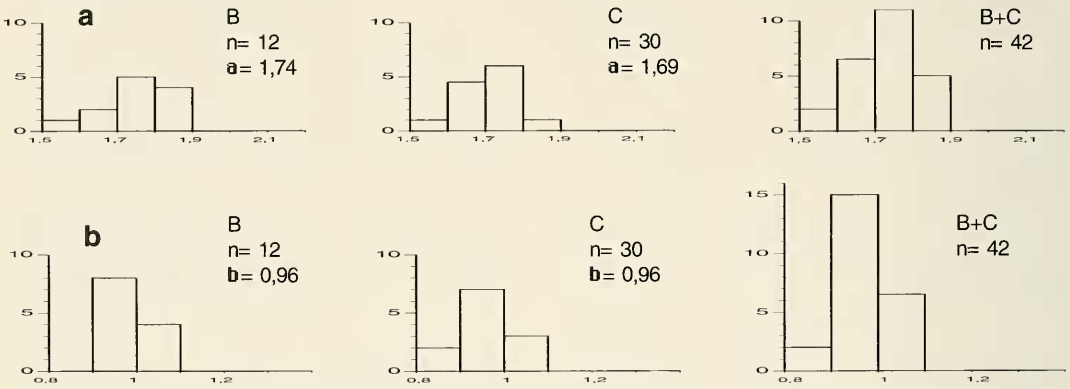


Fig. 7 - Mar Menor (Actual). a) distribución de frecuencias del coeficiente **a** muestral para los morfos B y C. b) distribución de frecuencias del coeficiente **b** muestral para los morfos B y C.

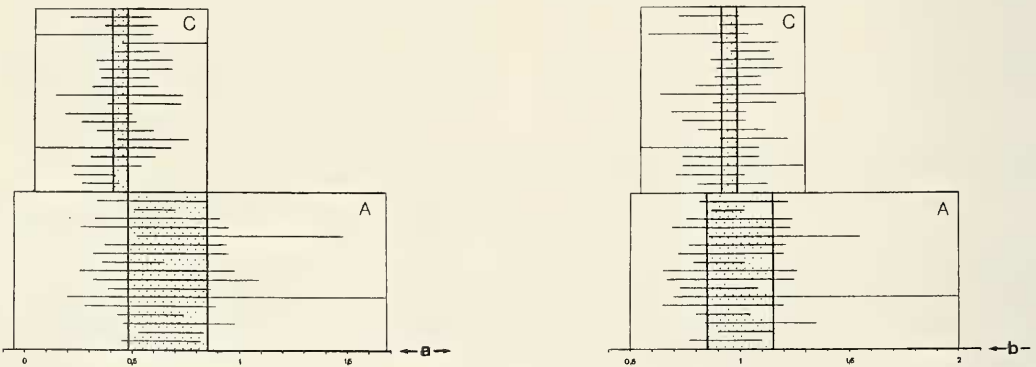


Fig. 8 - Can Albareda (Plioceno). a) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente **a** estimado para los morfos A y C. b) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente **b** estimado para los morfos A y C.

medio del morfo C es alométrico negativo, en contraste a la isometría de las formas A.

Los valores medios de los coeficientes **a** y **b** estimados (muestrales) de la ecuación de alometría son:

	b	a
MORFO A	0.93	1.66
MORFO C	0.83	1.34

Estos valores se muestran bastante separados respecto a los dos morfos. Vemos también que la isometría aumenta de C hacia A y que los coeficientes **a** también aumentan en esta dirección.

El valor medio de la correlación lineal entre las dos variables (**h**, **l**) indica una correlación perfecta (=1).

La varianza no explicada o error es del orden de 10^{-3} .

CONCLUSIONES

1. Las formas actuales respecto al exponente **b** esperado no muestran separación entre los tres morfos (A, B y C), aunque las formas C se alejan más que las A de la condición de isometría, y en el caso del Mar Menor llegan a no cumplir esa condición.

En los individuos pliocenos se observa que el morfo A cumple la condición de isometría para la esperanza de **b**, mientras que el morfo C presenta un crecimiento alométrico negativo.

Los valores medios de la ecuación muestral, por su parte, muestran en Sta. Pola, para **b**, idénticos valores en los morfos B y C, a su vez inferiores (alometría negativa) a los de A, más

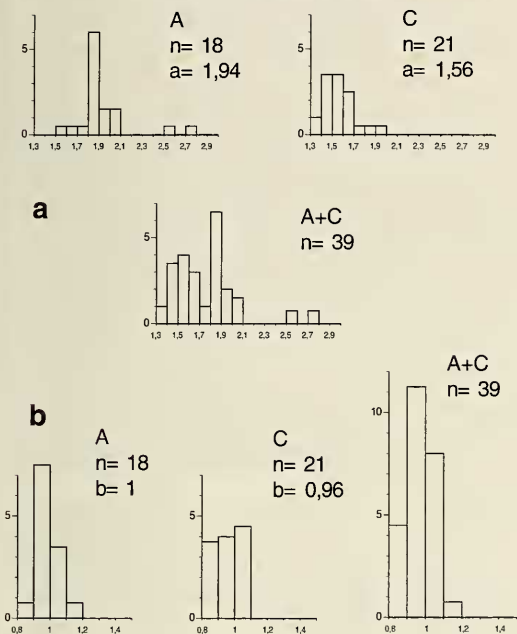


Fig. 9 - Can Albareda (Plioceno). a) distribución de frecuencias del coeficiente **a** muestral para los morfos A y C.. b) distribución de frecuencias del coeficiente **b** muestral para los morfos A y C.

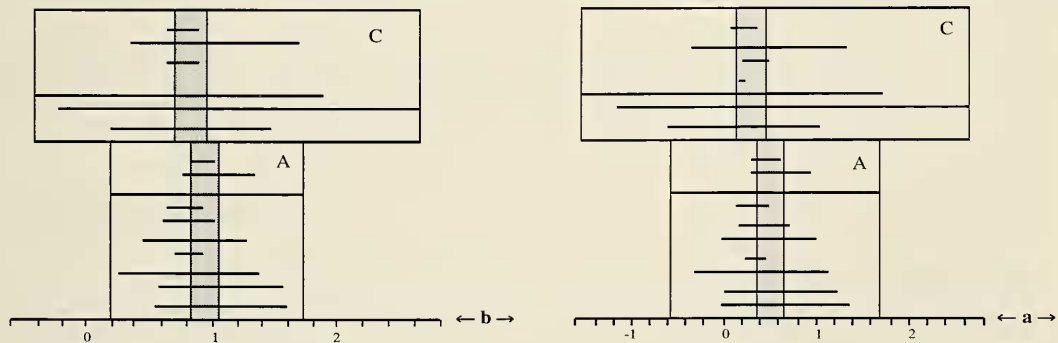


Fig. 10 - Millas (Rosellón) (Plioceno). a) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente **a** estimado para los morfos A y C. b) intervalos de confianza y valor medio (área punteada) del coeficiente **b** estimado para los morfos A y C.

próximos a la isometría. Esto último también se observa en las muestras del Mar Menor, donde C presenta valores más alejados a la isometría que el morfo B.

Estas ecuaciones muestrales medias aplicadas a los morfos pliocenos (A y C) muestran para las formas C valores de **b** siempre inferiores a los del morfo A, isométrico o más próximo a la isometría.

Los histogramas referidos a la frecuencia del coeficiente **b** muestral, tanto en Sta. Pola y Mar Menor, como en las formas pliocenas (Can Albareda) se presentan unimodales, lo que indicaría una no diferenciación respecto a este parámetro entre los tres morfos.

2. El coeficiente **a** esperado muestra unos valores medios ligeramente solapados entre los

morfos A y C e incluso diferenciados en las formas pliocenas de Can Albareda.

La ecuación muestral media de dicho coeficiente indica para el morfo A unos valores siempre superiores.

Las distribuciones de frecuencias de dicho parámetro en los distintos individuos se muestran bimodales al unificar los distintos morfos A+B+C (Sta. Pola), unimodal para B+C (Mar Menor) y claramente bimodal para A+C (Can Albareda).

El análisis de la varianza de dichos valores (ANOVA) indica que en las formas actuales de Sta. Pola puede diferenciarse el morfo A de los morfos B y C, estos últimos con un comportamiento equivalente.

BIBLIOGRAFIA

- DE RENZI, M. Y MARTINELL, J., 1979. Algunos aspectos de la problemática de la especie paleobiológica : aplicación al caso de la diferenciación biométrica de *Nassarius semistriatus* (Brochi, 1814) y *N. elatus* (Gould, 1845). *Studia Geologica*, XV: (7-36).
- GOULD, S.J., 1966a. Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda: the influence of size upon shape". *Jour. of Paleontology*, v. 40, nº 5 : (1131-1141).
- GOULD, S.J., 1966b. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, 41 : (586-640).
- LLOP, I., 1988. *Bittium reticulatum* s.l. en comunidades pliocenas y actuales. Univ. Barcelona, 431 pp. (Inédito).
- MARTINELL, J. Y DOMENECH, R., 1984. Données nouvelles sur la malacofaune du Pliocene marin de la vallée de la Têt, aux environs de Millas (Pyrénées orientales). *Geol. France*, nº 1-2 : (165-174).